BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE
2e Série — Tome 41 — No 4, 1969, pp. 883-893.

STADES LARVAIRES DU TARDIGRADE MARIN STYGARCTUS BRADYPUS *SCHULZ* *ET POSITION SYSTÉMATIQUE DES STYGARCTIDAE*

Par J. RENAUD-MORNANT et M.-N. ANSELME-MOIZAN

Les Tardigrades, en tant que Parathropodes, sont soumis à des mues permettant leur accroissement. Cependant des stades larvaires bien délimités par des différences de morphologie externe sont inconnus chez les Eutardigrada : l'ontogenèse est directe et les jeunes naissent très semblables à l'adulte. L'ordre des Eutardigrada comprenant la grande majorité des espèces terrestres et celles-ci étant de ce fait les mieux connues, on pensait que la règle était générale chez les Echiniscoidea. Les travaux de Cuénot (1932) sur ce sous-ordre, en particulier sur *Echiniscus* (espèces terrestres) ont montré que les jeunes ne naissent pas complètement semblables à l'adulte. Les différents appendices dorsaux et latéraux de la cuirasse (piquants et ornements) apparaissent au cours des mues successives, et, de plus, le jeune à l'éclosion ne possède que deux griffes au lieu de quatre ; celles-ci sont acquises au cours de la deuxième mue en général. En revanche les appendices céphaliques sont présents à la naissance.

Également dans le sous-ordre des Echiniscoidea, l'espèce marine *Echiniscoides sigismundi* (M. Schultze, 1865) observée par Marcus (1927) ne possède qu'un nombre réduit de griffes à la naissance (cinq au maximum), celles-ci seront acquises irrégulièrement au cours de mues successives pour atteindre le chiffre de 9 à 11 par patte chez l'adulte.

A l'exception des genres *Echiniscoides* et *Archechiniscus*, tous les Tardigrades marins font partie du sous-ordre des Arthrotardigrada qui s'oppose au sous-ordre des Echiniscoidea dans l'ordre des Heterotardigrada (Ramazzotti, 1962). Le sous-ordre des Arthrotardigrada comprend les genres les plus primitifs et tous marins. Ils sont donc opposés, dans la classification, aux Eutardigrada qui sont tous terrestres et comprennent les formes les plus évoluées.

Étant donné que chez les Eutardigrada les jeunes naissent tous semblables à l'adulte et que chez les Echiniscoidea ils subissent de notables transformations au cours de leur croissance, on pouvait penser que chez les Heterotardigrada, qui occupent une situation, phylogénétiquement parlant, encore plus éloignée des Eutardigrada, l'étude des jeunes donnerait des résultats intéressants. Or, la connaissance des Tardigrades marins est encore très incomplète du point de vue biologique ; par exemple on ne connaît pas les pontes d'Arthrotardigrada. Elle s'est considérablement accrue dernièrement avec les recherches sur le milieu interstitiel psammique marin, surtout dans le domaine de la systématique (Schulz, 1935, 1951, 1953 a et b, 1955 ; Du Bois-Reymond-Marcus, 1952, 1960 ; Renaud-Debyser, 1959, 1965), de l'écologie (Renaud-Debyser, 1956, 1963 ; Delamare Deboutteville, 1960 ; Dezio et

Grimaldi, 1962, 1966), et de la biogéographie (Renaud-Mornant, 1967, Renaud-Mornant et Serène, 1967).

Le premier travail sur le développement des jeunes de Tardigrades marins est dû aux Américains McGinty et Higgins (1968), et a été effectué sur *Batillipes mirus* Richters, 1909, espèce de la zone intertidale. Leurs principaux résultats sont les suivants : il y a au cours de la croissance une augmentation du nombre de doigts qui passe de 4 à 6 et un accroissement de la taille permettant de délimiter cinq catégories : trois juvéniles et deux adultes. Les groupes de taille sont les suivants : Groupe I : 64-90 µ, Groupe II : 91-119 µ, Groupe III : 120-159 µ, Groupe IV : 160-279 µ et Groupe V : 280-373 µ. L'acquisition du nombre définitif de doigts, c'est-à-dire le passage de 4 à 6 se fait entre les stades II et III ; les stades IV et V possèdent un tissu goniadal visible et sont considérés comme des stades adultes. Tout au long du développement, la proportion de la taille des appendices céphaliques et corporels (qui sont présents dès les plus jeunes stades) est de plus en plus faible par rapport à l'accroissement de la cavité générale du corps.

L'apparition des doigts supplémentaires se fait donc à partir d'une mue au cours de laquelle l'animal a atteint une certaine taille. Cuénot (*op. c.*) avait déjà remarqué que chez certains Echiniscoidea le nombre définitif de doigts était toujours acquis chez des jeunes ayant atteint une taille donnée pour chaque espèce.

Il semble donc que les variations morphologiques observées par les auteurs américains au cours de la croissance chez *B. mirus* soient moins importantes que celles observées chez les Échinisciens.

Le jeune *Batillipes* est donc semblable à l'adulte par son allure générale mais en diffère surtout par un nombre de doigts plus réduit. Chez *Echiniscus*, outre la réduction du nombre de doigts, la cuirasse est incomplète et sans appendices (cirres ou piquants).

Nos résultats, qui portent sur une famille (les Stygarctidae) occupant une position intermédiaire entre le sous-ordre des Arthrotardigrada et des Echiniscoidea sont nettement différents.

La population de *Stygarctus bradypus* Schulz, 1951, étudiée provient d'un gisement connu depuis 1955 dans la plage d'Eyrac à Arcachon. Le peuplement de cette station est constant mais est soumis à des variations numériques saisonnières (Renaud-Debyser, 1963, p. 8 et pl. VI). La population paraît stable quant à la taille des adultes : celle-ci se situe entre 100 et 110 µ pour les mâles comme pour les femelles. Il n'en est pas de même pour *Batillipes mirus* dont la taille des adultes semble varier considérablement selon les biotopes : c'est ainsi que McGinty et Higgins ont travaillé sur une population où la taille des adultes variait entre 160 et 279 µ, alors que Marcus (1927) signale une taille dominante située entre 400 et 600 µ. Pour une même espèce il ne semble pas qu'une corrélation puisse exister entre la taille des grains de sable et la taille des adultes. Dans certaines stations du Bassin d'Arcachon j'ai trouvé quelquefois des *B. mirus* de grande taille (Stations du Mauret et du Moulleau) bien que les caractéristiques granulométriques des sables de tout le pourtour du Bassin d'Arcachon soient semblables, ou ne présentent que minimes variations.

La population a été suivie par prélèvements réguliers en décembre 1968, et de mars à juillet 1969. Elle est abondante et peut atteindre 120 individus par 50 ml de sable. Les larves n'ont jamais été trouvées en grande abondance, ceci

peut être expliqué par leur taille très réduite et leur grande fragilité. Les pontes n'ont pu être découvertes malgré de nombreuses tentatives d'élevage de femelles paraissant mûres. Il résulte du fait que les pontes sont inconnues, que les larves que nous avons classées comme faisant partie du stade I, le sont d'une manière arbitraire, puisque nous n'avons pas pu les repérer au moment de l'éclosion. A partir de ce groupe I nous avons pu établir des stades qui rentrent dans les catégories de tailles suivantes : Groupe I : 70 μ, Groupe II : 80 μ, Groupe III : 90 à 95 μ et enfin Groupe IV comprenant les adultes mâles et femelles entre 95 et 110 μ. Ces groupes de tailles ont été constitués à titre indicatif ; en fait, les stades larvaires présentent de telles différences morphologiques, surtout dans la constitution de la cuticule ou « pseudo-cuirasse », qu'ils se différencient aisément par ces seuls caractères.

Stade I

La larve de 70 μ possède une tête semblable à celle de l'adulte c'est-à-dire que bien qu'étant de taille réduite, elle possède déjà tous les appendices céphaliques définitifs. Cependant les expansions latérales de la plaque céphalique présentent une échancrure postérieure plus profonde que chez l'adulte, donnant ainsi un aspect de piquant bien individualisé. L'appareil buccal est entièrement formé, et le cirre E est présent sur la plaque IV comme chez l'adulte (fig. 1).

Les principales différences portent sur l'allure générale du tronc et le nombre de griffes, qui est réduit à deux par patte. Le tronc est composé d'une cuticule à larges piquants latéraux formant de grandes échancrures au-dessus de chaque patte mais ne possède aucune trace de segmentation, ni de plaques, ni d'espaces intercalaires. Les éperons dorsaux sont absents. Le tronc est de largeur très réduite et présente un aspect découpé. Les piquants latéraux, qui préfigurent les futurs entonnoirs membraneux de l'adulte, mesurent 5 μ au-dessus des pattes 1 et 2, et 10 μ pour le dernier correspondant à la patte 3. L'extrémité du corps se termine au-dessus de l'anus par une plaque arrondie en deux lobes séparés par une échancrure médiane. Les grands piquants caudaux sont absents. L'anus est de structure plus simple que chez l'adulte : les replis de la cuticule ne sont pas discernables. En revanche, des cellules épidermiques polygonales sont visibles par transparence sous la cuticule. Le gonopore est absent ainsi que toute trace d'appareil génital.

Les deux griffes présentes sur chaque patte possèdent les longues soies sensorielles de l'adulte, il s'agit donc des griffes médianes et on peut en conclure que les griffes latérales sont d'une acquisition ultérieure.

Stade II

La larve atteint 80 μ, le tronc est plus massif et s'élargit considérablement. Une différenciation de la « pseudo-cuirasse » en plaques apparaît distinctement sous forme d'une strie dorsale entre chaque paire de pattes. A la limite entre les futures plaques 2 et 3 apparaissent, légèrement dirigés vers l'arrière et ayant une base commune, les deux piquants dorsaux à une seule pointe (10 μ) qui seront les futurs éperons en serpes opposées de l'adulte. Chaque future plaque 1, 2 et 3 se termine latéralement à gauche et à droite par les gros piquants existant déjà au stade précédent. La partie postérieure du corps est inchangée à l'exception de l'échancrure anale qui est plus prononcée, les piquants caudaux étant toujours absents. La papille apparaît sur la patte 4. Le nombre de griffes por-

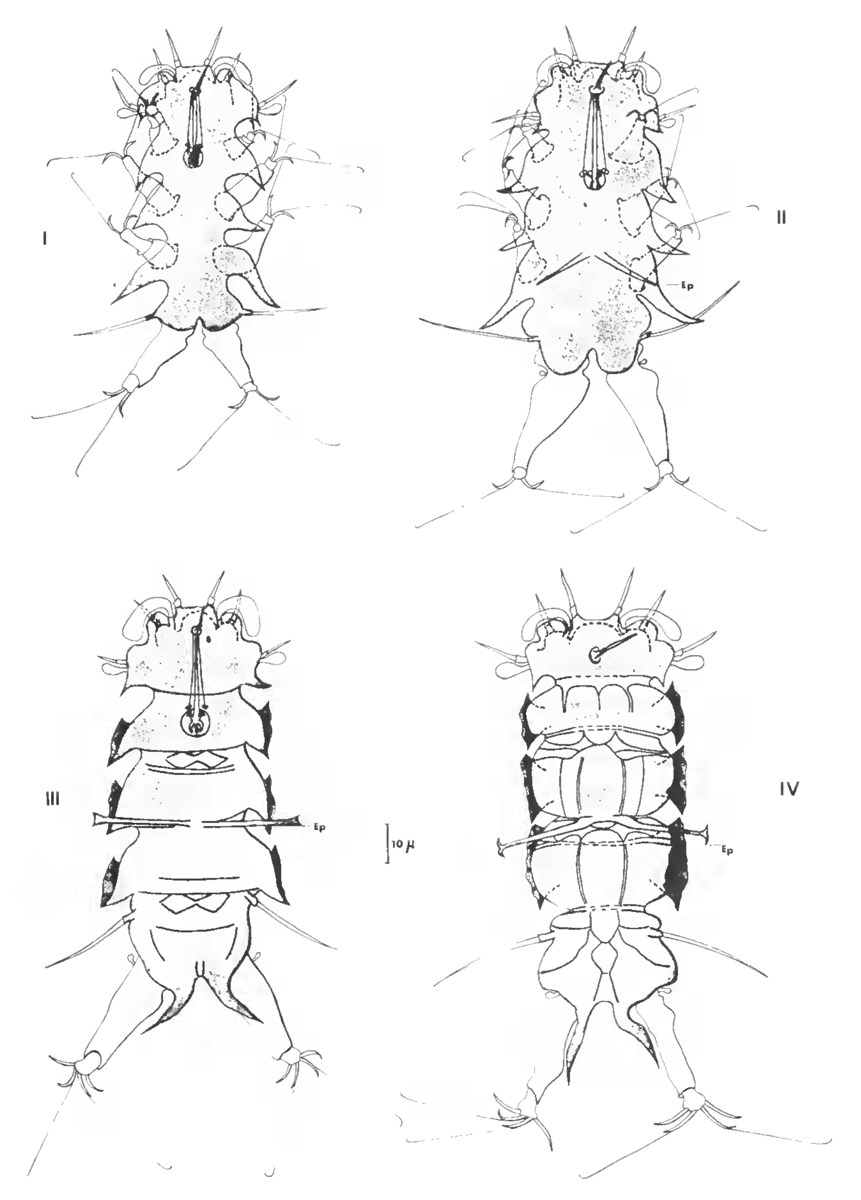


Fig. 1. — Différents stades du développement post-embryonnaire de *Stygarctus bradypus*. I et II : Stades à deux griffes, sans segmentation visible sur le tronc. III : Stade juvénile à quatre griffes, tronc incomplètement segmenté. IV : Adulte. (Pour les stades III et IV, seule la paire de pattes postérieure a été représentée).

teuses de soies est toujours de deux par patte et l'appareil génital ainsi que le gonopore sont absents.

Stade III

La larve atteint 95 µ (taille très proche de celle de l'adulte) et possède de nombreux caractères de l'adulte mais ceux-ci restent incomplets et mal définis. Ils sont à l'état d'ébauches qui se trouveront accentuées et précisées au stade ultérieur où l'animal est prêt à reproduire. C'est ainsi que les plaques 1, 2 et 3 sont nettement dessinées et que les espaces intercalaires avec leur ornementation définitive sont présents. Mais en revanche les piquants latéraux existent toujours, ils sont en voie de transformation ; ils deviennent membraneux dans leur partie antérieure et constitueront les futurs entonnoirs parcheminés des adultes. Dorsalement la partie postérieure de la plaque 2 porte les éperons qui atteignent 20 µ de long et possèdent une extrémité élargie et bifide. Celle-ci formera plus tard la pointe en double serpe des adultes. La plaque 4 possède les deux épines caudales (plus courtes que chez l'adulte : 15 µ) et les replis cuticulaires de l'anus sont bien visibles. Les pattes ont acquis leurs quatre griffes dont les deux externes sont sans soie. Au point de vue anatomique interne : le système nerveux apparaît complètement formé mais l'appareil génital et le gonopore n'ont pas été vus.

Adulte

Le stade IV, comprenant les adultes, se différencie des autres stades par sa taille plus grande (95 — 110 µ) et également par des caractères de morphologie externe suivants : les plaques de la « pseudo-cuirasse » s'individualisent par un étranglement au niveau des stries apparues au stade II. Dorsalement le sillon formé au stade III entre les plaques devient un espace intercalaire avec ornementation.

Les piquants latéraux des plaques 1, 2 et 3 ont disparu faisant place à des rebords latéraux arrondis et terminés, en position plus ventrale, par les entonnoirs membraneux. La plaque 4 possède les deux grands piquants anaux mesurant 17 µ. Enfin, à la base de la plaque 2, les éperons dorsaux ont pris leur forme définitive, ils mesurent 25 µ, leur base commune est élargie, et ils se terminent en deux pointes à allure de serpes opposées. Enfin, ventralement, les gonopores sont visibles au-dessus de l'anus.

Position systématique des Stygarctidae

Les données apportées ici sur les Stygarctidae ou exposées ailleurs autorisent à de nouvelles considérations sur la position systématique et la phylogénie de cette famille (Renaud-Debyser, *op. c.*).

La position systématique de *Stygarctus bradypus* et la création d'une nouvelle famille ont été longuement discutées par Schulz en 1951 lors de sa découverte. Les principaux points de son argumentation aboutissent à classer les Stygarctidae non comme un nouveau sous-ordre intermédiaire entre les Arthrotardigrada et les Echiniscoides, mais comme le dernier rameau des Arthrotardigrada, proches des Echiniscoidea. Les principaux caractères de *Stygarctus* considérés comme nettement arthrotardigradiens étaient les suivants :

1° Absence d'yeux ;

2° Cirres médians internes situés comme chez les Halechiniscidés (*Actinarctus*, *Bathyechiniscus*, *Batillipes*) dorsalement par rapport à l'arête antérieure de la tête ;

3° Clava et cirres dorso-latéraux arthrotardigradiens.

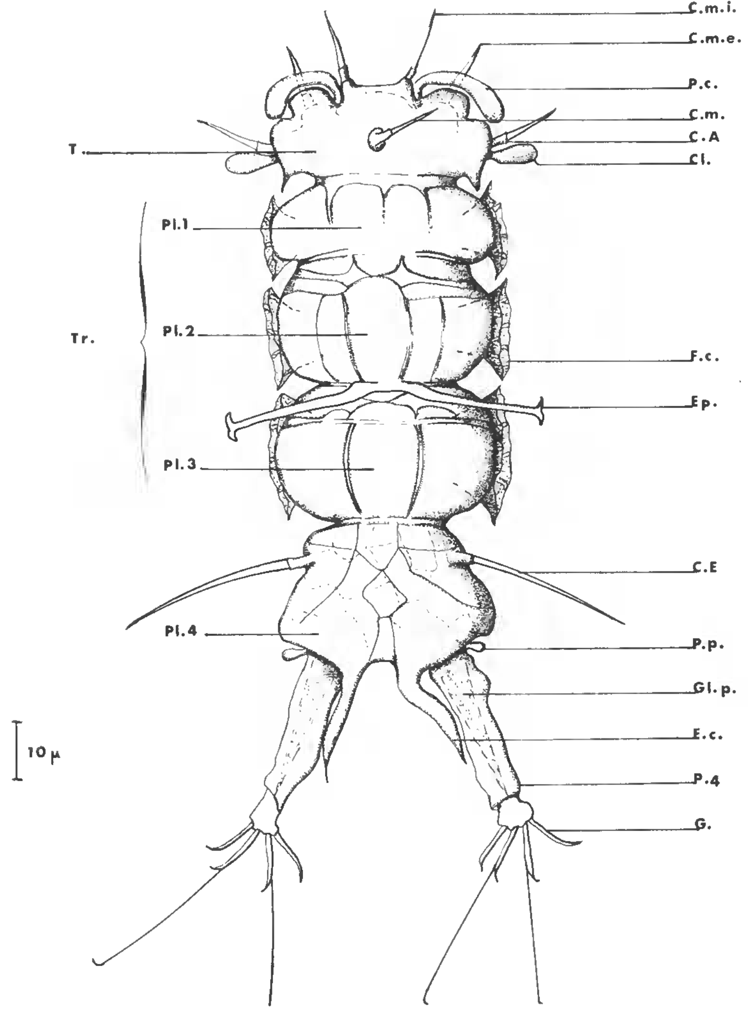


Fig. 2. — Schéma général de la morphologie externe de *Stygarctus bradypus*. Vue dorsale ; les pattes 1, 2 et 3 qui sont ventrales ne sont pas représentées.
C. A = cirre A ; C. E = cirre E ; Cl. = clava ; C. m. = cirre médian impair ; C. m. e. = cirre médian externe ; C. m. i. = cirre médian interne ; Ep. = éperon ; E. c. = épine caudale ; F. c. = formation cuticulaire ventrale en entonnoir ; Gl. p. = glande du pied ; G. = griffe ; P.4 = patte 4 ; P. c. = papille céphalique ; Pl. 1, 2, 3, 4 = plaques de la cuticule dorsale ; P.p. = papille de la patte 4 ; Tr. = tronc ; T. = tête.

Schulz était donc amené à distinguer chez les Arthrotardigrades les individus porteurs d'orteils et ceux munis seulement de griffes sans orteils, caractère qui, on le sait, est un des principaux dans le sous-ordre des Echiniscieus. D'autres

caractères nettement échinisciens chez *Stygarctus* étaient surtout l'individualisation de la plaque céphalique dorsale et le tronc divisé en plaques formant une pseudo-cuirasse. (Fig. 2).

Récemment, les découvertes de *Parastygarctus* (Renaud-Debyser, 1965), des stades larvaires chez *Stygarctus* et d'une nouvelle espèce d'*Oreella*, Ramazzotti (1964) (genre d'Échiniscien se rapprochant des Stygarctidae) viennent poser de nouveaux problèmes relatifs à la position systématique des Stygarctidae.

Les caractères suivants rapprochent *Parastygarctus* des Échinisciens :

1° Individualisation de la plaque céphalique dorsale qui ne porte pas les cirres médians internes, la disposition de ceux-ci étant alors non-arthrotardigradienne.

2° Présence d'une membrane rattachant les griffes aux mamelons terminaux des pattes.

Mais en revanche la segmentation du corps est encore plus marquée que chez *Stygarctus* et les ponctuations de la cuticule intéressent tout le corps à l'inverse des Échinisciens dont seules les plaques sont nettement ponctuées. Cette segmentation paraît alors fort éloignée des plaques des Échinisciens.

En ce qui concerne les stades larvaires de *Stygarctus*, leur découverte n'apporte que peu d'arguments au classement de la famille des Stygarctidés dans le sous-ordre des Arthrotardigrada.

La comparaison avec les autres genres est délicate étant donné que dans ce sous-ordre les stades larvaires sont très peu connus. Seules les larves de *Batillipes* ont fait l'objet d'une étude poussée (McGinty et Higgins, *op. c.*) et la larve d'*Halechiniscus* n'a été observée qu'une seule fois (Richters, 1908).

Mais il résulte des observations effectuées sur ces deux genres que les principales différences morphologiques entre les larves de ees Arthrotardigrades et leurs adultes consistent presque uniquement en un nombre réduit de doigts pour la larve. Il n'en est pas de même chez *Stygarctus* où la formation de la segmentation du tronc se fait par étapes bien délimitées et nettement distinguables à chaque mue larvaire. A cet égard *Stygarctus* serait alors plus facilement comparable à *Echiniscus* chez qui l'acquisition des piquants du tronc se fait par étape au cours des mues larvaires. Chez ce dernier en effet, la larve à deux griffes ne possède que les piquants A et E et acquiert les piquants C et D à la deuxième mue et le filament B à la troisième. Ce processus a pu être observé par Cuénot chez *E. quadrispinosus*.

Une dernière question concerne l'individualisation de la plaque céphalique et la position des cirres médians pairs dans la série phylogénique Arthrotardigrades-Échinisciens passant par les genres *Batillipes-Halechiniscus*, *Stygarctus-Parastygarctus* et *Oreella-Echiniscus*. (Fig. 3).

Chez *Batillipes*, le Tardigrade considéré comme le plus primitif, la tête fait corps avec le tronc et n'est individualisée que par un étranglement situé au dessus de la première paire de pattes. Il n'y a pas de plaque céphalique dorsale. Chez *Halechiniscus*, des cirres médians pairs sont plus nettement ventraux mais les cirres dorsaux ne sont pas portés par une plaque individualisée. Chez *Stygarctus bradypus*, un bourrelet très net suivi d'une dépression sépare la tête du premier « segment » du tronc. Dorsalement la tête est nettement découpée en cinq lobes, le lobe médian portant les cirres médians internes et les

lobes latéraux portant les cirres A et clavas. Les cirres médians externes sont nettement ventraux, alors que les papilles sont subventrales. Chez *Parastygarctus*, la plaque eéphalique est très nettement individualisée : un large sillon la sépare du trone, et les eirres qu'elle porte ont une disposition très différente de eeux de *St. bradypus*. La forme même de cette plaque eéphalique est très originale. Le lobe médian qui, ehez *Stygarctus*, portait les cirres médians internes a eomplètement disparu ehez *Parastygarctus* et les autres lobes paraissent rejetés sur le eôté (voir fig. 3). Les eneoehes entre les lobes sont si profondes qu'elles les déeoupent en deux grandes expansions étirées de ehaque côté. Les expansions les plus médianes portent une paire de eirres médians et également des papilles qui sont devenues dorsales, et les expansions latérales portent les cirres A et elavas. Une vue frontale montre (fig. 4) la disposition des cirres eéphaliques par rapport aux faees dorsales et ventrales, et à la bouche, chez ces deux genres. Mais il n'est pas possible en l'absence de forme intermédiaire, d'apporter des eonelusions sur l'homologie des paires de eirres médians dans ees deux formes.

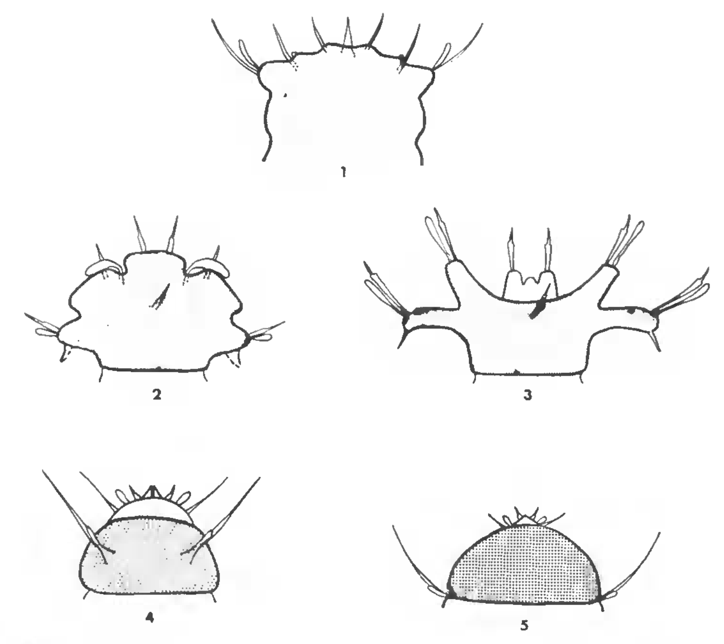


Fig. 3. — Morphologie de la tête chez quelques Heterotardigrada : individualisation progressive d'une plaque céphalique, disposition des appendices céphaliques. En haut 1, 2, 3 : Arthrotardigrada ; en bas 4, 5 : Echiniscoidea.
1 = *Batillipes* ; 2 = *Stygarctus* ; 3 = *Parastygarctus* ; 4 = *Oreella* ; 5 = *Echiniscus*.

Une autre question eoneerne les rapprochements possibles entre les genres possédant une segmentation plus ou moins nette à l'intérieur de l'ordre des Heterotardigrada. On a considéré que chez *Oreella vilucensis* et *O. mollis* la segmentation délimitant des plaques aurait pu donner plus tard les plaques épaissies et ponetuées de la cuirasse des Échinisciens.

A cet égard, les Stygarctidae peuvent entrer dans cette série, à cause de leur segmentation, bien que les ponctuations extrêmement fines de la cuticule de *Parastygarctus* intéressent tout le corps et non les seules plaques dorsales. Il

semble également que des comparaisons très intéressantes puissent être effectuées entre ces divers genres (*Stygarctus*, *Parastygarctus Oreella* et *Echiniscus*) sur la base de l'individualisation et la morphologie de la plaque céphalique et sur la disposition des cirres portés par cette plaque même. C'est ainsi que, chez *O. mollis* et *O. vilucensis*, le segment correspondant à la plaque céphalique (antérieur à la première paire de pattes) porte sur deux expansions les cirres A et les clavas. D'autre part, les cirres médians internes sont portés antérieurement de part et d'autre de la bouche. Cette disposition rappelle celle observée chez *Parastygarctus*, particulièrement pour les cirres médians internes qui sont situés très antérieurement et ventralement de chaque côté de la bouche. *Parastygarctus* pourrait alors être considéré comme intermédiaire entre *Stygarctus* et *Oreella* sur le plan de la morphologie céphalique.

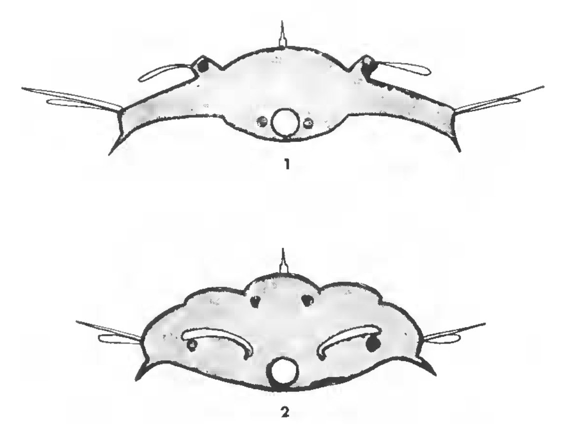


Fig. 4. — Schéma d'une vue rontale de la tête des Stygarctidae. En haut, 1 : *Parastygarctus* ; en bas, 2 : *Stygarctus.*

Il se peut que l'évolution de la tête se soit effectuée selon la série indiquée dans la figure 3, qui part de *Batillipes* pour aboutir à *Echiniscus.* Mais en revanche dans cette même série, il paraît difficile de ranger la nouvelle espèce d'*Oreella* récemment décrite par Ramazzotti (1964) : *Oreella minor* qui ne possède qu'une cuticule ponctuée sans aucune plaque individualisée.

Conclusion

S'il est bien établi que l'origine des Tardigrades est marine, et que de très nombreux Tardigrades marins ont été découverts depuis quelques années dans le domaine marin, de nombreux points restent obscurs dans la phylogénie des Heterotardigrada. Certains genres comme *Stygarctus* et *Parastygarctus* permettent cependant d'apercevoir certaines jonctions entre les familles.

Il est certain que le perfectionnement des méthodes de récolte et l'extension des prospections systématiques dans le domaine littoral et sublittoral augmenteront largement notre connaissance de l'ordre des Heterotardigrada.

Laboratoire de Zoologie (Vers),
associé au C.N.R.S.,
Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

Summary

Larval stages of the marine Tardigrade St. bradypus *with a discussion on the systematic position of the* Stygarctidae *family*

Three larval stages are described for the intertidal Tardigrade *St. bradypus* Schulz. The main morphological variations include a lesser number of claws, different cuticular ornaments and appendages and shape of trunk cuticle.

The Stygarctidae are compared to other closely related Heterotardigrada families.

BIBLIOGRAPHIE

Bois-Reymond-Marcus, E. du, 1952. — On South American Malacopoda. *Bol. Fil. Ciên. Letr. Univ. Sao Paulo, Zool.*, **17**, pp. 186-220.

— 1960. — Tardigrada from Curaçao, Bonaire and Los Testigos. *Stud. Fauna of Curaçao and other Caribbean Is.*, **10**, pp. 52-57.

Cantacuzene, A., 1951. — Tardigrade marin nouveau commensal de *Limnoria lignorum* (Rathke). *C. R. Acad. Sci., Paris*, **232**, pp. 1699-1700.

Cuenot, L., 1932. — Tardigrades *in* Faune de France, **24**, 96 p. P. Lechevalier, Paris.

Delamare Deboutteville, C., 1960. — Biologie des Eaux Souterraines littorales et continentales. Hermann, Paris, 740 p.

— et J. Renaud-Mornant, 1966. — Un nouveau genre de Tardigrades des sables coralliens de Nouvelle-Calédonie. *Cah. du Pacifique*, **9**, pp. 150-156.

Dezio, S., 1962. — Descrizione di *Batillipes annulatus* n. sp. e note su *Batillipes pennaki* Marcus nuovo rinvenimento nel Mediterraneo (Heterotardigrada). *Ann. dell'Ist. e Museo Zool. Univ. Napoli*, **14**, pp. 1-7.

— et P. Grimaldi, 1966. — Ecological aspects of Tardigrada distribution in South Adriatic beaches. Veröff. Inst. Meeresf. Bremerhaven, **2**, pp. 67-94.

Fize, A., 1957. — Description d'une espèce nouvelle de tardigrade, *Batillipes carnonensis. Bull. Soc. zool. France*, **82**, pp. 430-433.

Marcus, E., 1927. — Zur Anatomie und Okologie mariner Tardigraden. *Zool. Anz., Abt. Syst.*, **53**, pp. 487-588.

— 1946. — *Batillipes pennaki*, a new marine Tardigrade from the North and South Atlantic coast. *Com. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo*, **11**, pp. 1-3.

McGinty, M., et R. P. Higgins, 1968. — Ontogenic variation of taxonomic characters of two marine Tardigrades with the description of *Batillipes bullacaudatus* n. sp. *Trans. Amer. Microsc. Soc.*, **87**, 2, pp. 252-262.

Ramazzotti, G., 1962. — Il phylum Tardigrada. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, **14**, pp. 1-595.

— 1965. — Il phylum Tardigrada (1° Supplemento). *Ibid.*, **19**, pp. 101-212.

Renaud-Debyser, J., 1956. — Répartition de deux Tardigrades *Batillipes mirus* Richters et *Stygarctus bradypus* Schulz dans un segment de plage du Bassin d'Arcachon. *C. R. Acad. Sci., Paris*, **243**, pp. 1365-1369.

— 1959 a. — Sur quelques Tardigrades du Bassin d'Arcachon. *Vie et Milieu*, **10**, pp. 135-146.

— 1959 b. — Études sur la faune interstitielle des Iles Bahamas. III. Tardigrades. *Ibid.*, **10**, pp. 296-302.

— 1963. — Recherches écologiques sur la faune interstitielle des sables. (Bassin d'Arcachon, île de Bimini, Bahamas). *Ibid.*, Supl. N° 15, 157 p., 6 pl.

— 1965. — Étude sur un Stygarctidé nouveau de Madagascar. *Bull. Soc. zool. France*, **90**, pp. 31-38.

RENAUD-MORNANT, J., 1967. — Tardigrades de la Baie Saint-Vincent, Nouvelle-Calédonie. *In* Exp. Française Réc. Coral. Nouvelle-Calédonie, **2**, pp. 103-119.

— et Ph. SERÈNE, 1967. — Note sur la microfaune de la côte orientale de la Malaisie. *Cah. du Pacifique*, **11**, pp. 51-73.

SCHULZ, E., 1935. — *Actinarctus doryphorus* n. g., n. sp., ein merkwürdiger Tardigrad aus der Nordsee. *Zool. Anz.*, **111**, pp. 285-288.

— 1951. — *Stygarctus bradypus* n. g., n. sp., einen Tardigraden aus dem Küstengrundwasser und seine phylogenetische Bedeutung. *Kiel. Meeresf.*, **8**, pp. 86-97.

— 1953 a. — *Orzeliscus septentrionalis* n. sp., ein neuer mariner Tardigrad an der deutschen Nordseeküste, **9**, pp. 288-292.

— 1953 b. — *Ibid.*, Eine neue Tardigraden-Gattung von der pazifischen Küste. *Zool. Anz.*, **151**, pp. 306-310.

— 1955. — Studien an marinen Tardigraden. *Kiel. Meeresf.*, **11**, pp. 73-79.

— 1963. — Ueber die Tardigraden. *Zool. Anz.*, **171**, pp. 3-12.

VAN DER LAND, J., 1968. — *Florarctus antillensis*, a new Tardigrade from the coral. sand of Curaçao. *Stud. Fauna of Curaçao and other Caribbean Is.*, **25**, pp. 140-146.